

林齢の異なるミズナラ林における雄花、花粉、雌花及び種子生産の比較

齋藤秀樹・今井英行^{*1}・中口 努^{*2}・久後地平^{*3}
川瀬博隆^{*4}・竹岡政治

HIDEKI SAITO, HIDEYUKI IMAI, TSUTOMU NAKAGUCHI, CHIHEI KUGO,
HIROTAKE KAWASE and MASAJI TAKEOKA

A comparison of different ages for the male flower, pollen, female flower and seed production of *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* stands

要旨：林分1 ha 当りの生殖器官各部分の生産量（乾重と個数）について、ミズナラの若齢Y林分と老齢O林分とを比較し、種子生産に関係する要因を考察した。各部分の生産量はトラップ法で測定し、花粉については開花前の雄花序試料に含まれる花粉量と林分の開花雄花序数を掛けて求めた。調査は若齢林が3年間、老齢林は5年間行った。主な知見は次の通りである。

- ① 落果は多く、8月末で80～90％に達した。これは同化物質の節約になる。
- ② 雄花序1個当りに含まれる花粉量は年によって9.3～16 mgと $0.8 \sim 1.2 \times 10^6$ 個の範囲にあった。
- ③ 乾物生産量（kg/ha・yr）は次の通りである（左側が若齢林、右が老齢林。括弧内は平均値）。開花雄花序（花粉なし）：7.7～38.5（20.1）；17.8～55.9（42.2）。花粉だけ：11～43（26）；24～78（61）。雌性部分：81.7～544.4（244.2）；25.7～256.4（158.8）。生殖器官合計：100～625（291）；68.0～379（262）。
- ④ 各部分の乾物生産量の年次変動は3～10倍（最大値/最小値）であった。しかし老齢林では、連続4年間の雄花生産の変動は小さく（1.3倍）、これはアカマツ林の場合に似ていた。
- ⑤ 雄性部分の乾物生産量が生殖器官全体に占める割合は、若齢林が20％前後、老齢林では種子豊作年に30～40％で、凶作年には60％前後を示した。
- ⑥ 花粉の乾物生産量は、開花雄花序（花粉をのぞいた残り）より数％～10％多い。
- ⑦ 花粉粒の生産量（個/ha・yr）を求めると若齢林が $1.2 \sim 5.3$ （平均2.9） $\times 10^{12}$ 、老齢林 $2.8 \sim 7.9$ （同5.2） $\times 10^{12}$ となった。この最大値はスギ、ヒノキのそれより少ない。しかし、ミズナラの年次変動はこの2樹種より小さい。老齢林の値はアカマツ林にほぼ一致している。
- ⑧ 雄花序、花粉粒、（総）雌花の個数生産量の年次変動は大きかったが、雌花に対する雄花序及び花粉粒の数比は2倍以内の小さな変化であった。雌花1個に対して放出された花粉粒は若齢林が $1.3 \sim 2.4 \times 10^6$ 個、老齢林 $1.9 \sim 4.3 \times 10^6$ 個である。既報の2老齢林を加えた比較から、林分によって雄花対雌花の比率に著しい偏りがあり、これは林齢と無関係であった。
- ⑨ 種子の豊作年には結実率が高かった。結実率の上昇は、巨視的には放出される花粉粒の多少に関係がありそうである。これは将来、解明しなければならない問題である。

京都府立大学農学部造林学研究室

Laboratory of Silviculture, Faculty of Agriculture, Kyoto Prefectural University, Kyoto 606, Japan.

*1：現在、京都府京北地方振興局農林課。*2：現在、阪神園芸KK。*3：現在、三木学園白陵高等学校。

*4：現在、日本ノボパン工業KK。

本研究の一部は文部省科学研究費補助金（課題番号58560154）によったものである。

平成元年8月11日受理

序

林木の種子生産に豊作凶作が起こる根本原因は花芽の多少とその雌雄の割合の変化にある(一次要因)。これにさらに、開花の失敗、送粉の不成功など主に気象が関係した要因、受精の失敗、胚珠の発育不全など主に樹体の内的要因、花芽の段階から種子散布終了までの期間におけるは乳類、鳥類、虫による攻撃などが関与して(二次要因)、種子の豊凶が決定される。

花芽の形成は樹体内の栄養とホルモンの状態、光、温度、水分など環境要因が誘因になるといわれ¹⁾、これらの要因は複雑にからんでいると思われる。筆者らには日々の気象変化と種子豊凶との関係を定量的に把握するための展望がないし、二次要因について遺漏のない調査をすることはかなり困難である。そこで、開花から種子散布にいたる過程での生育段階ごとの各部分の林分1 ha 当り生産量(雄花、花粉、雌花、成熟種子など)を測定して、これらの量的関係を検討することによって種子生産にまつわる全容を把握することは、研究の第一歩だといえる。この結果から、豊凶の二次要因がどの程度の影響力をもつかも明らかになるだろう。この種子散布以前

の過程を生態的に明らかにした研究はほとんどない^{5, 8 など}うえに、種子の豊凶現象の基幹である重要な情報になると確信する。

本報告は若齢及び老齢のミズナラ *Quercus mongolica* FISCH. var. *grosseserrata* REHD. et WILS. の林分について、トラップ法による生殖器官各部分(花粉をのぞく)の生産量(乾重と個数)の測定、並びに開やく前の雄花序に含まれる花粉量の測定から花粉生産量を推定して、両林分のこれらの生産量を比較検討し、種子生産に関与する要因について考察したものである。

調査林分は京都大学農学部芦生演習林の提供により、また、現地調査では京都大学農学部川那辺三郎教授に種々の便宜をはかっていただいた。ここに厚く御礼申し上げる。

調査林分

本調査林分は由良川流域をなす京都大学農学部芦生演習林(京都府北桑田郡美山町芦生)の長治谷及び枕谷に所在するミズナラの2林分である(Table 1)。ここは冷温帯下部に位置する(Table 1 参照)。

Table 1. General description of *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* stands studied.

| Stand | Y | O |
|---------------------------|-----------------------------|---------------------------------------|
| Growth stage | Young* | Old |
| Altitude [m] | 735 | 675 |
| Topography | On the round top of a ridge | On the foot of a ridge running to SSE |
| Slope exposure | SE | S-E |
| Inclination [°C] | 6-17 | 35-40 |
| Temperature [°C] | 10.5 | |
| Precipitation [mm] | ca. 3,000 | |
| Warmth index [°C・month] | 85 | |
| Coldness index [°C・month] | -9 | |

*, mean tree age 63 (62 to 68) years old at the beginning of this survey.

長治谷の林分Yは幅の広い、緩やかな尾根上にあり、この周辺では標高の高い場所である。Y林分はミズナラだけで構成された均質な純林で、若齢林であった。

Table 2 はY林分の30 m×30 mのコドラート内

に出現した樹種別の本数、DBH 及び胸高断面積(合計)を示している。ミズナラのDBHは6~25 cmの範囲、平均13.8 cm(標準偏差3.8 cm)であり、胸高断面積は林分全体の90%に近い。ミズナラはDBHが11~20 cmの個体が多く、立木本数ではミ

ズナラ全体の 70 %, 胸高断面積の 80 % を占めた。ミズナラ以外ではカエデ属の本数が多く、このなかではコハウチワカエデが突出し、コミネカエデ、イタヤカエデ、ウリハダカエデの順に多い。この他にリョウブ、コシヤブラをはじめとして合計 10 樹種がみられた。

林分 Y の樹齢は 62 ~ 68 年生、平均 63 年生であった。この樹齢は調査開始時に測定した伐根の年輪数である。樹齢の出現幅が狭いことや均質で一斉林の林相から、Y 林分は皆伐跡に更新した二次林と考えられる。

この樹齢は、優勢木の樹高 12 ~ 13 m、前述の DBH (6 ~ 25 cm) から予測できないほど高い。したがって、林分 Y を若齢林と呼ぶのは不適當だという考え方もできる。中村⁴⁾は一斉林を幼齢林、壮齢林、老齢林などと区分するさいには林木の大きさによる方が適當だとしている。また樹木の開花、結実が始まるのは樹木の年齢よりも大きさが基準になるとされている^{2, 11)}。そこで今回の Y 林分は、幼齢林と壮齢林との中間に位置するとして若齢林と呼ぶことにした。

Table 2. Number of trees, stem diameter at breast height (DBH) and basal area in Stand Y (DBH larger than 4.5 cm).

| Species | No. of trees [/Plot] | DBH [cm] | | Basal area [m ² /ha] |
|---|-------------------------|----------|----------|------------------------------------|
| | | Mean | Range | |
| <i>Q. mongolica</i> v. <i>grosseserrata</i> | 162 (1,800/ha) | 13.8 | 6.3-24.5 | 28.95 (88.7 %) |
| DBH class: 21 ≤ | 8 | | | 3.54 |
| [cm] 16-20 | 53 | | | 13.38 |
| 11-15 | 62 | | | 9.22 |
| <10 | 39 | | | 2.81 |
| <i>Acer sieboldianum</i> | 30 | 6.6 | 4.5-10.0 | 1.21 (3.7) |
| <i>A. micranthum</i> | 12 | 5.9 | 4.6-8.0 | 0.38 (1.2) |
| Other <i>Acer</i> sp.* | 9 | 5.9 | 4.9-8.0 | 0.28 (0.9) |
| <i>Clethra barbibervis</i> | 15 | 6.0 | 4.6-8.9 | 0.48 (1.5) |
| <i>Acanthopanax sciadophylloides</i> | 5 | 9.9 | 6.6-14.4 | 0.47 (1.4) |
| Others (8 sp.**) | 22 | 6.4 | 4.5-11.4 | 0.86 (2.6) |
| Total | 255 (2,833/ha) | — | | 32.63 (100) |

Area of Plot: 900m² (30m × 30m), *, *A. mono* and *A. rufigerum*. **, *Carpinus laxiflora*, *Fagus crenata*, *Betula grossa*, *Ilex macropoda*, *Rhus trichocarpa*, *Magnolia salicifolia*, *Hydrangea paniculata*, and *Ilex pedunculosa*.

枕谷の林分 O は南南東向きのやせ尾根をはさんで、南向きから東向きの斜面上にまたがって成立する。この斜面は山腹下部に位置し、また急である。O 林分は Y 林分と 1.1 km 離れている。

林分 O は地形が複雑であったからコドラートを設けずに、設置したトラップの周辺で毎木調査を行った (Table 3)。上層木は DBH が 43 ~ 66 cm のミズナラと少数のブナで構成されている。樹高は 17 ~ 19 m であった。樹齢は 200 年生前後と推定した (Y 林分の平均 DBH の個体が 63 年生とすると 270 年生、最大 DBH を基準にすると 175 年生と計算される)。

林分 O は前報⁵⁾の E, W 林分と同じ谷筋の近所で (0.2 km), また同じく山脚部にある。しかし、O 林分のミズナラは E, W 林分のような大径木 (平均 64 cm; 35 ~ 106 cm) ではなかった。

今回調査した Y, O 林分はいずれも人間の干渉をほとんど受けていない閉鎖林である。しかし、両林分の面積は小さく (Y 林分が 1 ha, O 林分は 0.5 ha 程度)、送粉が問題となる本調査には狭すぎる心配がある。

Table 3. Stem diameter at breast height (DBH) of main species in Stand O (DBH larger than 4.5 cm).

| Species | Mean DBH [cm] | Range of DBH [cm] |
|---|------------------|----------------------|
| <i>Q. mongolica</i> v. <i>grosseserrata</i> | 57.5 | 43–66 |
| <i>Fagus crenata</i> | 10.9 | 4.8–32 |
| <i>Acer</i> sp* | 7.0 | 4.5–11 |
| Other sp** | 5.2 | 4.5–6 |

*, *Acer micranthum* and *A. sieboldianum*. **, *Styrax obassia* and *Acanthopanax sciadophylloides*.

調査方法

ミズナラ生殖器官の各部分（花粉をのぞく）の林分1 ha 当りの生産量はトラップ法で測定した。開花によって四散する花粉については、開花直前の雄花序試料に含まれている花粉量（雄花1個当りの乾重と個数）を雄ずい1個当りの花粉量に1雄花序の平均雄ずい数を掛けて求め、さらにこの値に林分の開花雄花序数を掛けて推定した。

1. リタートラップによる調査

使用したリタートラップは一辺50 cmの正方形の木枠に、排水性及び耐食性の高い化学繊維ゴース布（網目0.2 mm）を袋状（深さ45 cm）にとりつけたものである。これを各林分内に10個、受け口を水平にして地上高70 cmで、ランダムに配置した。トラップによる測定は、Y林分では1981年4月17日（ミズナラの開葉前）から1983年11月24日までの3年間、O林分は1981年4月17日から1985年11月26日までの5年間行った。

トラップ中のリターフォールの採集は、冬季以外では約1カ月ごとに、冬季には融雪後の4月中旬頃にまとめて行った。採集したリターから開花雄花序（花粉を含まない）、雌花（花柄を含む）、未熟果実（果柄、未熟殻斗、虫害種子を含む）、殻斗（成熟種子につくのと同じサイズ。果柄を含む）、及び見かけ上健全な種子（以下、種子と呼ぶ）を選別した。1983年と1985年には未開花の雄花序の落下が多かったので分けた。1983年には開花雄花序の中で極端に短いもの（長さ2 cmより小）は別にした。そして、各々の乾重（85℃で48時間の乾燥。感度1 mg）及び個数を、トラップごとに測定した。

2. 雄花序試料に含まれる花粉量の調査

開花前の適期に、O林分付近のミズナラ供試木から雄花序試料を採集した。採集日は次の通りである：1981年5月13日（供試木1本）、1982年5月

8日（1本）、1983年5月10日（2本）、1984年5月22日（4本）、1985年5月7日（3本）。なお、1984年及び1985年のこの調査は、齋藤ほか⁵⁾を参照されたい。

雄花序を構成する雄花数の測定は、各供試木から25～50個（Table 6 参照）の雄花序試料を抽出して行った。

雄花1個の雄ずい数は、各供試木から雄花序試料5～50個（Table 6 参照）をとり、すべての雄花について測定した。

雄ずい1個に含まれる花粉重だが、1981～1983年には開花前の平均やく重と開花後のそれとの差から求め（供試やく数は220～1,501個）、1984年と1985年には花粉重を直接測定した。後者の測定は、各供試木から8雄花序試料をとり、各雄花序試料からは5個のやくを抽出し（合計50個）、そしてこの5やくの花粉重をまとめて感度0.01 mg（Sartorius 2024 MP 6）で測定した⁵⁾。

雄ずい1個に含まれる花粉粒数測定の供試料は、各採集木から5～10個の雄花序試料をとり、これらの各試料から5個の雄ずいを偏りなく抽出したものである（合計25～50雄ずい）。これら1雄ずいに存在する花粉を1枚のスライドグラス上の水滴中に流出させてプレパラートを作成し、この花粉粒数をメカニカルステージ付きの顕微鏡（100倍）を用いて測定した。この測定の試料は、50%酢酸溶液で固定したものをを用いた。

結果及び考察

1. 日落下速度の季節変化

ミズナラの雄花序（開花、未開花）、雌花及び未熟果実、殻斗、及び種子の落下量（乾重と個数）を、開花年ごとにまとめたのがTable 4と5である。

これらの生殖器官各部分の落下には著しい季節性が認められた。雄花序（開花。以下、同じ）は5月

中旬から下旬に開花した後、約1カ月の間に年間落下量の98% (O林分の1985年の例) が落下し、夏期以降の落下はほとんど見られなかった。雌花の落下は雄花序より1カ月近く遅れて始まり、例年は6月に入ってから多くなった。この落下の6月～9月の季節変化パターンは年によって多少変わるが、毎日ほぼ等量の落下がみられた。種子は10月に集中的に落下し、9月下旬と11月上～中旬には少量の落下があった。殻斗の落下は種子より半月ほど遅れる傾向がある。11月下旬から翌年開花期までの種子や殻斗の落下はほとんどなかった。以上のように、

ミズナラの開花から種子散布終了までの期間は約6カ月間であり、また落下量はその年の生産量に相当することが明らかになった。

雌花の大半は種子まで成長せずに落果する。今回調査したO林分の1985の場合、8月末までに落下した雌花及び未熟果実数は総雌花数の86%に達した。ミズナラと同属で、同じ開花～種子散布周期のコナラ種子の重量成長調査³⁾を参考にすると、全重量成長の2/3は、落果した残りの14%の果実だけについて9月以降に起ると考えられる。これは結実における同化物質の節約である。

Table 4. Dry-matter production rates of each component of the reproductive organ in Stands Y and O, measured with ten litter traps (each 50 cm × 50 cm in mouth area). [kg/ha · yr]

| Year | Male catkins | | Female flowers and immature fruits* | Cups*, mature | Acorns, apparently sound |
|-------------|---------------|-------------|---|------------------|--------------------------------|
| | Open(residue) | Not open | | | |
| (1) Stand Y | | | | | |
| 1981 | 7. 67±2. 88 | T | 9. 75 | 27. 51±27. 47 | 44. 42±65. 08 |
| 1982 | 38. 46±14. 54 | T | 25. 06±24. 31 | 210. 33±198. 37 | 308. 97±246. 50 |
| 1983 | 14. 20±4.92 | 0. 09±0. 24 | 9. 21±13. 56 | (35. 00) | (62. 45) |
| | | | | —— 97. 45±63. 56 | ————— |
| Mean | 20. 11 | 0. 03 | 14. 67 | 90. 95 | 138. 61 |
| (2) Stand O | | | | | |
| 1981 | 17. 78±10. 82 | T | 24. 73 | 1. 00±3. 18 | 0 |
| 1982 | 48. 63±14. 04 | T | 31. 14±32. 72 | 83. 10±86. 01 | 109. 31±176. 10 |
| 1983 | 45. 54±25. 12 | 0. 64±0. 58 | 27. 37±41. 76 | (60. 46) | (168. 52) |
| | | | | 228. 98±287. 92 | |
| 1984 | 43. 00±9. 19 | T | 34. 03±45. 19 | (6. 83) | (34. 92) |
| | | | | —— 41. 75±67. 72 | ————— |
| 1985 | 55. 90±17. 18 | 0. 34±0. 31 | 58. 64±51. 68 | 43. 08±29. 44 | 111. 05±87. 93 |
| Mean | 42. 17 | 0. 20 | 35. 18 | 38. 89 | 84. 76 |

Mean ± standard deviation. *, including stalks.

2. 林分1haの生殖器官生産量(花粉以外)

Table 4 の値は林分1ha当りの乾物生産量を示しており、トラップ10個の平均値に標準偏差がつけてある。

林分Yでの雄花序の生産量は7.67～38.46kg/ha · yrの範囲にあり、その違いを表わす最大値/最小値の比は5倍であった。5年間調査したO林分は17.78～55.90kg/ha · yr、3倍の違いが認められた。しかし、O林分の1982～1985年の連続4

年間には、大略同じ生産量を示した(43.00～55.90kg/ha · yr)。両林分の値を比べると、老齢のO林分の方が2倍程度多い。

1983年と1985年には未開花で落下した雄花序が目立ったので選別したところ、その割合はY林分が全体の0.6%、O林分は0.6と1.4%と少量であった。

雌性部分の生産量の年次変動は、雄花序に比べて大きく、Y林分の最大値/最小値の比が約7倍、O

林分では10倍である(Y林分: 81.68 ~ 544.36 kg/ha・yr; O林分: 25.73 ~ 256.35)。これは種子の多少によってきまる。また両林分の値を比べると、1981と1982年にはO林分の方が少なく(約1/2)、1983年は逆に多かった(約2倍)。

種子豊作年のその値は、Y林分が300 kg/ha・yr、O林分が150 kg/ha・yrと推定される(Table 4)。若いY林分の方が生産量が大きいことがわかった。また、この値は個数でY林分が 600×10^3 /ha・yr、O林分 200×10^3 /ha・yrになる。

ここで種子の乾重(Table 4)を同個数(Table 5)で割って種子1個の平均乾重にすると、Y林分では0.4 ~ 0.5 g/個、O林分は1.1 g/個となる。若齢の方が小形種子であった。これは、ミズナラの種子は樹齢が高くなるほど大きいという調査結果¹²⁾と一致する。

散布前(10月)のコナラ種子の含水率は35 ~ 40%とみなせる³⁾。この含水率を用いて前述の1種子の平均乾重を生重に乾算すると、Y林分のは1 ~ 1.3 g(生重)、O林分2.8 g(生重)程度と推定される。ミズナラ種子(生重0.4 ~ 3.2 gを供試)の大きさと稚樹の成長との関連を調べた実験⁹⁾と対比させると、本調査2林分の種子の大きさはいずれも一

般的であるし、天然下種更新に役立つといえる。

林分1 ha当りの個数生産量をまとめたのがTable 5である。1983年には雄花序のなかに短い(長さ2 cmまで)ものが著しく多く思えたので選別したところ、雄花序全体の11%(Y林分)と13%(O林分)であった。このように雄花序が十分に伸長しないままで開花したのは、SHARP & CHISMAN¹⁰⁾がwhite oakの開花調査で指摘しているように、花粉の形成が終わった直後に高い気温と低い湿度の日に出会したためであろう。

トラップ10個間の各部分落下(生産)個数の変動係数は雄花序が0.3 ~ 0.5、雌花及び未熟果実、殻斗、及び種子がいずれも0.8 ~ 1.6である(Table 5参照)。この変動係数を基に、95%信頼度のときの平均値の誤差を求めると⁵⁾、雄花序は20 ~ 30%、雌性の各部分は50 ~ 60%から100%程度に達した。雌性各部分での大きな誤差はミズナラ個体の雌花数の遺伝的変異に依存するものであろう。本調査期間中はトラップの設置位置を変更しなかったため、各トラップの雌花落下数を検討したところ、毎年集中落下する場所が決まっていた。以上から、林分間の比較では10トラップの平均値の誤差を忘れてはいけないが、同一林分での年次比較では問題

Table 5. Number production rates of each component of the reproductive organ in Stands Y and O, measured with ten litter traps. [$\times 10^3$ /ha・yr]

| Year | Male catkins | | Female flowers and immature fruits | Cups, mature | Acorns, apparently sound |
|-------------|---|----------|--|-----------------|--------------------------------|
| | Open (residue) | Not open | | | |
| (1) Stand Y | | | | | |
| 1981 | 1, 140±442 | T | 796 | 164±137 | 120±153 |
| 1982 | 4, 564±2, 073 | T | 1, 624±1, 603 | 692±631 | 628±539 |
| 1983 | $I \geq 2$: 1, 848±540 $I < 2$: 232±160 | 28±60 | 1, 000±992 | 172±136 | 168±200 |
| Mean | 2, 595 | 9 | 1, 140 | 343 | 305 |
| (2) Stand O | | | | | |
| 1981 | 2, 640±1, 492 | T | 1, 028 | 4±13 | 0 |
| 1982 | 6, 708±2, 189 | T | 1, 732±2, 108 | 152±160 | 96±109 |
| 1983 | $I \geq 2$: 5, 424±2, 436 $I < 2$: 804±519 | 216±200 | 1, 584±1, 942 | 216±263 | 212±237 |
| 1984 | 5, 264±1, 632 | T | 2, 132±2, 932 | 20±33 | 36±51 |
| 1985 | 4, 922±1, 565 | 24±28 | 2, 333±3, 180 | 118±98 | 104±106 |
| Mean | 5, 152 | 48 | 1, 762 | 102 | 90 |

Mean ± standard deviation. *I*, length of male catkins in cm.

にしないでよいと考える。

3. 雄花序1個に含まれる花粉量

Table 6 は、1 花につく雄ずい数と1 雄花序の花数とから雄花序1 個の総雄ずい数を求め、これに1 雄ずいの花粉量（乾重と粒数）を掛けて雄花序1 個当りの平均花粉量を推定したものである。この花粉量調査の供試料数は十分とはいえない。しかしこれには、遠隔地で開花直前の適期に試料を採集する難しさがあり、花粉量測定は労力があるうえに試料が新鮮な短時間に終了する必要があった。

雄ずい1個の平均花粉重についてみると、開花前後のやく重差から求めた値（1981～1983 年）と直接測定した値（1984, 1985 年）との間に傾向的な

違いがあるとはいえない。

雄ずい1 個の平均花粉粒数では、3, 782 個（1984 年）～5, 947 個（1982 年）の範囲にあったが、1982 年をのぞくと4, 000 個前後の年が多かった。

雄花序1 個当りの花粉重は1981 年と1982 年が9.3 mg, 1983 年～1985 年は12～16 mg となった。また花粉粒数は1984 年が 0.8×10^6 個、その他の年は $1.1 \sim 1.2 \times 10^6$ 個と求められた。1984 年の値が小さいのは1 雄ずいの花粉粒数が少ないのが主な原因である。

1981 年と1982 年の1 雄ずいの花粉重は他の3 カ年に比べて小さい。しかし両年の粒数は、他の3 カ年の値と差がない。したがって、両年の花粉1 粒の

Table 6. Mean dry weight and number of pollen grains contained in male catkins of *Q. mongolica* var. *grosseserrata* (mean \pm s. d.).

| Year of flowering | | 1 9 8 1 | | 1 9 8 2 | |
|--------------------|--|----------|--------------------|---------------|--------------------|
| | | <i>n</i> | Mean | <i>n</i> | Mean |
| <i>a</i> | No. of stamens per flower | 50 cat | 7.57 \pm 1.38 | 50 cat | 7.16 \pm 0.41 |
| <i>b</i> | No. of flowers per catkin | 50 cat | 31.9 \pm 4.2 | 50 cat | 27.5 \pm 4.0 |
| | (range) | | (25–43) | | (18–38) |
| <i>c=a \cdot b</i> | No. of stamens per catkin | | 241.2 | | 196.3 |
| <i>d</i> | Wt. of pollen per stamen [$\times 10^{-2}$ mg] | 502 stn | 3.84* | 600–1,501 stn | 4.75* |
| <i>e</i> | No. of pollen per stamen | 30 stn | 4,356 \pm 532 | 50 stn | 5,947 \pm 776 |
| <i>f=d/e</i> | Mean wt. of pollen grains [$\times 10^{-6}$ mg/grain] | | 8.82 | | 7.99 |
| <i>g=d \cdot c</i> | Wt. of pollen per catkin [mg] | | 9.26 | | 9.32 |
| <i>h=e \cdot c</i> | No. of pollen per catkin | | 1.05×10^6 | | 1.17×10^6 |

| | | 1 9 8 3 | | | 1 9 8 4 | 1 9 8 5 |
|--------------------|---------|----------|---------------------|--------------------|---------------------|--------------------|
| | | <i>n</i> | Tree 1 | Tree 2 | Mean of 4 trees | Mean of 3 trees |
| <i>a</i> | 5 cat | | 8.03 \pm 0.43 | 8.74 \pm 0.27 | — | — |
| <i>b</i> | 25 cat | | 31.6 \pm 4.2 | 25.0 \pm 3.7 | — | — |
| | | | (24–38) | (18–32) | | |
| <i>c=a \cdot b</i> | | | 254.2 | 218.3 | 211.1 | 234.0 |
| <i>d</i> | 200 stn | | 4.95* | 6.33* | 5.58 | 6.81 |
| <i>e</i> | 30 stn | | 3,800 \pm 812 | 5,320 \pm 1,600 | 3,782 | 4,487 |
| <i>f=d/e</i> | | | 13.0 | 11.9 | 14.8 | 15.2 |
| <i>g=d \cdot c</i> | | | 12.6 | 13.8 | 11.9 | 15.9 |
| <i>h=e \cdot c</i> | | | 0.966×10^6 | 1.16×10^6 | 0.795×10^6 | 1.05×10^6 |

n, sample size per tree. Trees 1 and 2, from which male catkins just before pollen release were collected. *, determined by the difference in mean dry weight of stamens between before and after pollen release. For the details in the years 1984 and 1985, see SAITO et al. (1988). Abbreviations: stn, stamens; cat, male catkins.

平均乾重（1雄ずい中の乾重を同粒数で割った値で、 $8 \sim 9 \times 10^{-6}$ mg）は他の3カ年の値（ $13 \sim 15 \times 10^{-6}$ mg）の60%程度の重さしかなかった。

以上のようにTable 6の値には年による違いが認められたが、その原因の追求は難しい。今後は供試料を系統的に、しかも多数とる必要がある。

4. 林分1haの花粉生産量

単位土地面積当りの花粉生産量の推定を、林分1haの開花雄花序数（Table 5）に各年の雄花序試料1個の平均花粉重（Table 6）を掛けて行った。Y林分についてもO林分と同じTable 6の試料を用いた。

乾重での花粉生産量はTable 7に示すとおり、Y林分が $11 \sim 43$ kg/ha・yr、O林分が $24 \sim 78$ kg/ha・yrの範囲にあった。両林分の生産量の違いは、開花雄花序数の場合と同じで、これはすでに述べた（2節参照）。1984年と1985年に調査した前

報⁵⁾のEとW林分の値（ $28.7 \sim 82.6$ kg/ha・yr）も、今回の生産量の範囲にあった。

粒数での花粉生産量（Table 8の項目c）は、Y林分が $1.2 \sim 5.3 \times 10^{12}$ 個/ha・yr、O林分が $2.8 \sim 7.9 \times 10^{12}$ 個/ha・yr、であり、この範囲内に老齢のE、W林分の値（ $1.89 \sim 5.45 \times 10^{12}$ 個/ha・yr）⁵⁾も含まれた。

今回調査したミズナラ林分での花粉生産量の最大は 80 kg/ha・yr、 8×10^{12} 個/ha・yrであった。この粒数はスギ林（最大： 49×10^{12} 個/ha・yr）⁸⁾やヒノキ林（同： 37×10^{12} 個/ha・yr）⁶⁾の比べて少ない。しかし、ミズナラの年次変動はスギやヒノキに比べて小さく、O林分の場合には連続4年間の値が $4.2 \sim 7.9 \times 10^{12}$ 個/ha・yrのような変動を示している。O林分の年次変動の大きさは、連続5年間測定した若いアカマツ林の場合（ $4.4 \sim 7.6 \times 10^{12}$ 個/ha・yr）⁷⁾にはほぼ一致する。

Table 7. Estimation of pollen production in terms of dry weight. [kg/ha・yr]

| Year | 1981 | 1982 | 1983 | 1984 | 1985 | Mean |
|---------|------|------|------|------|------|------|
| Stand Y | 11 | 43 | 26 | — | — | 26 |
| Stand O | 24 | 63 | 77 | 63 | 78 | 61 |

Estimated from multiplication of annual fallen number of open male catkins (residue) per 1-ha stand (Table 5) by mean dry weight of pollen contained in catkin samples before anther opening (Table 6) for each year.

5. 生殖器官の乾物生産量（まとめ）

花粉以外の生殖器官各部の乾物生産量（Table 4）に花粉のそれ（Table 7）を加えて、生殖器官全体の値を求めた（Fig. 1参照）。Y林分が $100 \sim 625$ （平均291）kg/ha・yr、O林分は $68.0 \sim 379$ （平均262）kg/ha・yrである。両林分の平均値にはほとんど違いがない。

林分Oと同じ老齢の、林分EとWで1984年と1985年に測定した値⁵⁾は $455 \sim 512$ kg/ha・yrであり、これはO林分の両年の値（181と347 kg/ha・yr）より多かった。

Fig. 1は生殖器官全体の生産量を100として、各部分の%を示したものである。雄性と雌性との占める割合が林分で異なり、また種子の豊作年と凶作年でも変化した。

林分YはO林分に比べて雄性部分の生産量の占める割合が低くて、20%前後であった。この割合は

豊作年は15%、凶作年には少し多くて20～25%になる。林分Oの場合は、雄性部分は年により30～60%の範囲で変化し、種子の豊作年は30～40%、凶作年には60%前後に達した。

老齢の林分EとWでの生殖器官各部分の占める割合は、林分の成立する斜面方位によって著しい違いのあることが報告されている⁵⁾。今回調査した若齢のY林分での割合は、雄性部分の占める割合が低い西向きのW林分に似ている。一方、老齢のO林分は種子豊作年の場合、雄性の割合が高い東向きのE林分にちかい。O林分の凶作年のように雄性が60%前後に達するような例はE、W林分にはみられなかった。以上のように、雄性雌性の生産量が占める割合は様々な結果が得られているが、これについては次節6でも検討する。

種子の割合は、Y林分では種子生産量とは無関係に50%ちかくを占めており、O林分では豊作年30

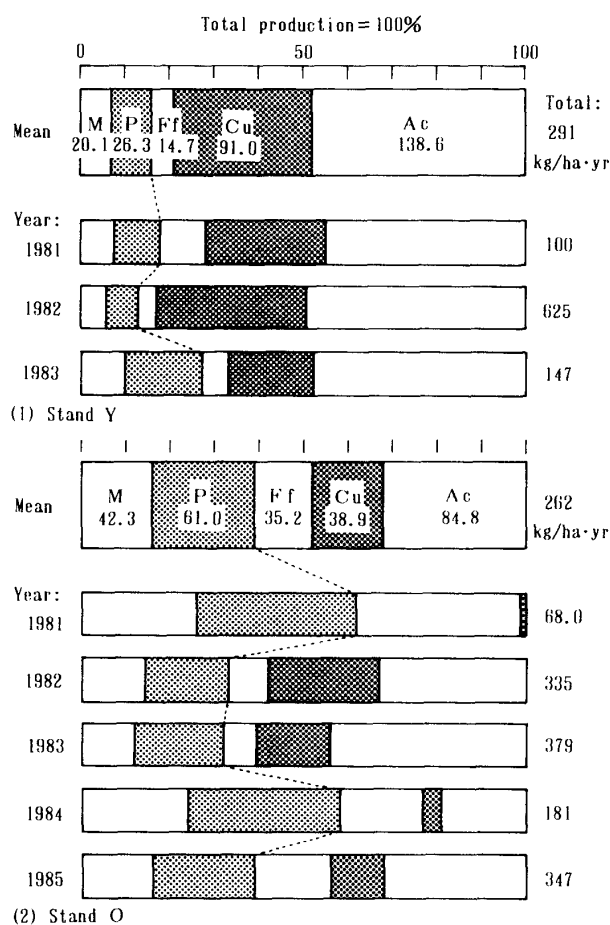


Fig. 1. Distribution (total = 100 %) of dry-matter production among components of the reproductive organ in Stands Y (upper) and O (lower).

Figures represent production rates in kg (dry weight)/ha · yr. Abbreviations: M, male catkins (residue) ; P, pollen; Fr, female flowers and immature fruits; Cu, mature cups; Ac, apparently sound acorns.

～45%，凶作年0～20％であった。

花粉だけと花粉を含まない（開花）雄花序との割合を比べると、花粉の方が数％～10％多い。

6. 生殖器官の個数生産量（まとめ）

Table 8に示す総雌花数（項目d）は開花時点での雌花数を推定したもので、これは雌花及び未熟果実数に種子数を加えて求めた。この他に Table 8には種子数（a）、種子生産に関係する雄花序数（b）と花粉粒数（c）を記載し、さらに各部分間の個数比（e～h）が示してある。総雌花数に対する花粉粒の数比（f）は雌花1個に準備された花粉粒を、種子に対する花粉粒の数比（g）は1種子の形成に必要とされた花粉粒をそれぞれ意味し、また総雌花に対する種子の数比（h）を結実率と呼ぶことにした。

まずY林分について、開花時点における総雌花数に対する雄花序の数比（e）をみると、3年間の値

は2倍以内の変化（最大値／最小値の比：1.2～2.0）がある。総雌花に対する花粉粒の数比も2倍以内の変化となり、1個の雌花に $1.3 \sim 2.4 \times 10^6$ 個の花粉粒が放出されたことになる。種子に対する花粉粒の数比（g）をみると年次変動は小さいうに傾向的な変化を示さず、種子1個の形成に 10×10^6 個前後（ $8.5 \sim 12 \times 10^6$ 個）の花粉粒の放出が必要であったことを示した。Y林分では生殖器官各部分の生産量に大きな年次変動が認められたにもかかわらず、以上のような雌性と雄性の部分間の数比には小さな違いしかないことが明らかになった。

同様にO林分の5年間の値についてみると、総雌花に対する雄花序の数比（2.1～3.7）及び花粉粒の数比（ $1.9 \sim 4.3 \times 10^6$ ）の変化の幅はY林分とほぼ同程度であった。しかし、種子1個の形成に必要なとされた花粉粒数（g）では $29 \sim 120 \times 10^6$ 個（種子がなかった1981年は殻斗数を代用： $690 \times$

10⁶個)という大きな変動である。この値は種子豊作の年に小さく、凶作年に大きい傾向がみられる。以上から、O林分では花粉粒の多少は種子生産に無関係とみられる。この他、風媒花粉であるから2方

向の斜面方位も関係あるだろうし、また豊凶原因の二次要因(「序」参照)の影響が大きいことも考えられる。

Table 8. Number of pollen grains and female flowers produced per hectare per year [$\text{ha} \cdot \text{yr}$] and numerical proportions between the numbers of components of the reproductive organ.

| Year of flowering | 1981 | 1982 | 1983 | 1984 | 1985 | Mean |
|--|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| (1) Stand Y | | | | | | |
| a Acorns, apparently sound [$\times 10^3$] | 120 | 628 | 168 | | | 305 |
| b Open male catkins [$\times 10^3$] | 1,140 | 4,564 | 2,080 | | | 2,595 |
| c Pollen grains [$\times 10^{12}$] | 1.2 | 5.3 | 2.1 | | | 2.9 |
| d Total female flowers [$\times 10^3$] | 916 | 2,252 | 1,168 | | | 1,445 |
| Ratio of | | | | | | |
| e = b/d catkins to f. flowers | 1.2 | 2.0 | 1.8 | | | 1.8 |
| f = c/d pollen to f. flowers [$\times 10^6$] | 1.3 | 2.4 | 1.8 | | | 2.0 |
| g = c/a pollen to acorns [$\times 10^6$] | 10 | 8.5 | 12 | | | 9.4 |
| h = a/d acorns to f. flowers | 0.13 | 0.28 | 0.14 | | | 0.21 |
| (2) Stand O | | | | | | |
| a Acorns, apparently sound [$\times 10^3$] | 0 | 96 | 212 | 36 | 104 | 90 |
| b Open male catkins [$\times 10^3$] | 2,640 | 6,708 | 6,228 | 5,264 | 4,922 | 5,152 |
| c Pollen grains [$\times 10^{12}$] | 2.8 | 7.9 | 6.2 | 4.2 | 5.2 | 5.2 |
| d Total female flowers [$\times 10^3$] | 1,028 | 1,828 | 1,796 | 2,168 | 2,437 | 1,851 |
| Ratio of | | | | | | |
| e = b/d catkins to f. flowers | 2.6 | 3.7 | 3.5 | 2.4 | 2.0 | 2.8 |
| f = c/d pollen to f. flowers [$\times 10^6$] | 2.7 | 4.3 | 3.4 | 1.9 | 2.1 | 2.8 |
| g = c/a pollen to acorns [$\times 10^6$] | (690) | 82 | 29 | 120 | 50 | 58 |
| h = a/d acorns to f. flowers | 0.00 | 0.053 | 0.12 | 0.017 | 0.043 | 0.047 |

a and b, see Table 5. c, estimated by multiplication of annual fallen number of open male catkins (residue) per 1-ha stand (Table 5) by mean dry weight of pollen contained in catkin samples before anther opening (Table 6) for each year. d, determined by the number of female flowers and immature fruits plus that of acorns (cf. Table 6). (), ratio of pollen grains to mature cups.

林分Oの場合、種子生産量の多少に対応して変化するのは、この種子に対する花粉粒の数比の他に結実率があげられる。しかし花粉粒や総雌花の生産量自体は、種子生産量との間に対応関係がみられない。一方、Y林分でも種子生産の多少と関係するものに結実率があり、また、雄花序、花粉粒及び総雌花の生産量が多い年にも種子が豊作となっている。したがって、Y林分の結実率は雄花雌花の生産量が多い年に高くなった。

以上の両林分の結果から、種子生産量の多い年は結実率が高いことがわかった。しかし、O林分の結果から、結実率の変化と直接関係のある生殖器官部分の生産量について明言できない。

そこで、筆者ら⁵⁾がO林分の近くの老齢ミズナラ林(東向き斜面のE林分と西向きW林分)で2年間調査した結果を合わせて巨視的な検討を試みる。Fig. 2は合計4林分のデータ12個(年)のうち、

生殖器官各部分の個数生産量及び各部分間の数比について、それぞれの最大値を1とした相対値の変化を示している。

種子生産量(Fig. 2のB)と結実率(F)の大小関係は対応して変化するといえる(E林分では総雌花数の影響の方が大きい⁵⁾)。結実率の大小の変化は総雌花に対する花粉量の数比(E)が、小さな幅での変化ではあるが対応しているとみることができる(O林分の1982年と1983年が例外)。また、これには花粉粒生産量自体の多少も、一部に矛盾があるものの対応関係が認められる。すなわち、結実率は開花時の放出花粉粒数が関与していると考えることができる。

林分Oの種子に対する花粉粒の数比は、他の3林分と異なる大きな変化を示した。これはO林分の斜面方位が南から東面にまたがっているためではないかと推測している。今後は林分の面積が大きく、風

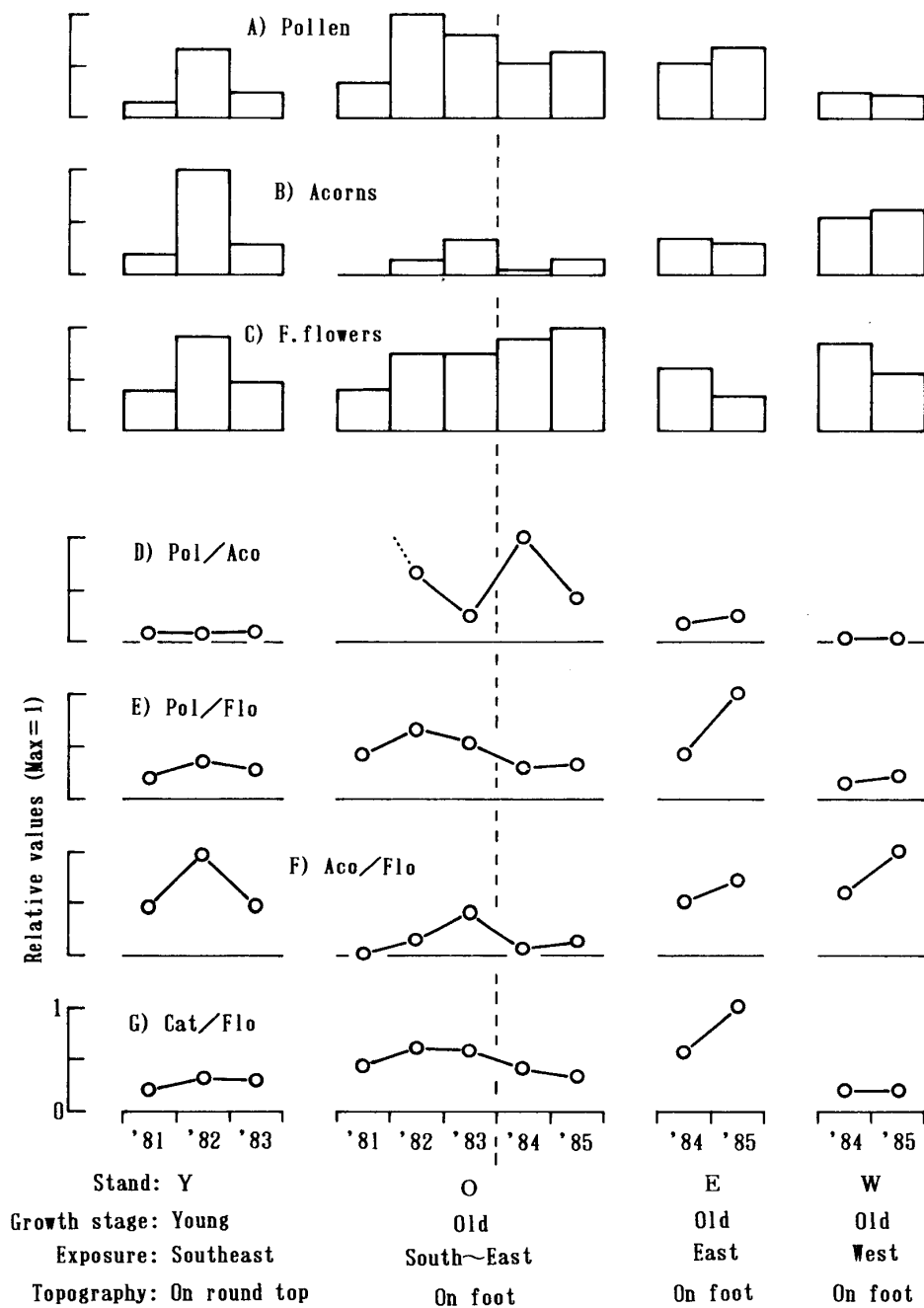


Fig. 2. A comparison among four stands of *Q. mongolica* var. *grosseserrata* within 1.5 km distance for the produced numbers of pollen grains (A), mature acorns (B) and total female flowers (C), and for the numerical proportions between the reproductive organ components which relate to acorn crops (D-G).

Vertical axes represent the values relative to the maximum one among 12 data. Pol/Aco (D), ratio in number of pollen grains to mature acorns. Pol/Flo (E), ratio on number of pollen grains to total female flowers. Aco/Flo (F), ratio in number of mature acorns to total female flowers, i.e., seed-maturing ratio. Cat/Flo (G), ratio in number of male catkins to total female flowers. Stands E and W, see SARTO et al. (1988).

向が複雑になりにくい単一方位の斜面をもつ林分の資料を集積する必要がある。

総雌花に対する雄花序の数比及び花粉粒の数比は、同一林分のとき2倍程度の年次変動が認められていたと述べた。しかし、林分間でこれらの数比を比較すると明らかに差が認められる。Y林分(1.2~2.0)とO林分の値はすでに述べたが、同じ老齢林を比べて、総雌花に対する雄花序の数比はO林分2.0~3.7, E林分3.5と6.2, W林分1.2と1.3である。このように雌雄の比率は同一林分での年次変動よりも林分間の違いのほうが顕著であり、この違いは林齢によるものではない。以上のように林分によって、雄花対雌花の比率に偏りのあることが判明した。前節5で述べた乾物生産量の雄性及雌性の割合の違いにも、この林分間差が関係している。

若齢林分を加えた計4林分の種子生産量を比較するとO林分だけが低いといえそうである。この原因は林分の構造(主に立木密度)と遺伝性を考えている。

引用文献

- 1) 橋詰隼人(1978): 生殖(佐藤・堤編「樹木」, 文永堂), 225-262.
- 2) ———・福富 章(1977): ブナ林の結実におよぼす疎開伐の影響. 88回日林論, 201-202.
- 3) ———・尾崎栄一(1979): クヌギおよびコナラの果実の発達と成熟, 鳥取大農研報31, 189-195.
- 4) 中村賢太郎(1961): 林分(日本林業技術協会編「林業百科事典」, 丸善), 990.
- 5) 齋藤秀樹・川瀬博隆・竹岡政治(1988): 東向き及び西向き斜面のミズナラ老齢林における花粉、雌花及び種子生産の比較, 京都府大学報・農40, 39-47.
- 6) ———・竹岡政治(1983): 壮齢ヒノキ人工林の花粉生産量. 日生態会誌33, 365-373.
- 7) ———(Staito, H.)・———(Takeoka, M.)(1985): Pollen production rates in a young Japanese red pine forest. Jap. J. Ecol. 35, 67-76.
- 8) ———・———(1987): 裏日本系スギ林の生殖器官生産量および花粉と種子生産の関係. 日生態会誌37, 183-195.
- 9) 桜井尚武・斎藤勝郎(1984): ミズナラ稚樹の成立過程に関する研究(Ⅲ). 95回日林論, 387-388.
- 10) SHARP, W. M. and CHISMAN, H. H. (1961): Flowering and fruiting in the white oaks. I. Staminate flowering through pollen dispersal. Ecol. 42, 365-372.
- 11) SPURR, S. H. and BARNES, B. V. (1980): Forest Ecology (3rd ed.), 687p. John Wiley & Sons, NY.
- 12) 田中 修・紙谷智彦・丸山幸平(1989): ミズナラ二次林の堅果生産能力と薪炭林の伐採周期からみた実生更新の可能性. 日林誌71, 26-30.

Summary

A comparison was made of young (Stand Y) and old (Stand O) stands of *Quercus mongolica* FISCH. var. *grosseserrata* REHD. et WILS. with regard to the production rates of each reproductive organ component, and the factors affecting seed production were discussed. Annual production rates (by dry weight and number) per 1-ha stand for each reproductive component except pollen were determined using ten litter traps (each 50 cm × 50 cm in mouth area), while for pollen, this was done together with measurement of the amount of pollen (dry weight and grains) contained in catkin samples before anther opening. The study was conducted for three years in a young stand and for five years in an old stand. The results were as follows.

1) Rates of fruit drop were high, attaining 80-90 % of the total number of female flowers by the end of August. This was thought to save photosynthates.

2) The mean amount of pollen in one catkin sample ranged from 9.3 to 16 mg (dry weight), and from 0.8×10^6 to 1.2×10^6 grains.

3) Dry-matter production rates (kg/ha · yr) were as follows (figures on the left are for the young stand and those on the right the old stand. Figures in parentheses represent the average). Open male catkins excluding pollen: 7.7-38.5 (20.1) 17.8-55.9 (42.2). pollen only: 11-43 (26) ; 24-78 (61). Female parts: 81.7-544.4 (244.2) ; 25.7-256.4 (158.8). Total reproductive parts: 100-625 (291) ; 68.0-

379 (262).

4) Annual fluctuations in dry-matter production of each reproductive component were 3–10-fold, expressed as the ratio of the maximum to minimum value. However, for production of male parts in the old stand, a slight fluctuation of 1.3-fold during four consecutive years was recognized, which coincided approximately with that of a *Pinus densiflora* stand.

5) The proportion of male to total reproductive parts in terms of dry-matter production was about 20 % for the young stand, whereas for the old stand, it ranged from 30 % to 40 % in a year of abundant seed crop and was about 60 % for a poor crop.

6) Pollen production rates in terms of dry weight were several percent to 10 % higher than that of open male catkins (residue).

7) Pollen production rates (grains/ha·yr) were estimated to be 1.2–5.3 (mean: 2.9) $\times 10^{12}$ for the young stand, and 2.8–7.9 (5.2) $\times 10^{12}$ for the old stand. The maximum value was lower than that for *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa* stands.

The range of pollen production in the old stand agreed approximately with that in a *Pinus densiflora* stand.

8) Small annual fluctuations of less than two-fold were found for the numerical proportions of male catkins or pollen grains to total female flowers, while fluctuations in the numerical production of male catkins, pollen grains and total female flowers were large. The number of pollen grains dispersed into the air for one male flower amounted to 1.3– 2.4×10^6 grains in the young stand and 1.9– 4.3×10^6 in the old stand. Judging from the 12 data/years for four stands, added to four sets of data for two old stands reported previously, some stands have high ratios of male to female flowers, and others have low ratios, with no relation to stand age.

9) The seed-maturing ratio or the numerical ratio of apparently sound acorns to total female flowers was high in a year of abundant seed crop. Generally speaking, an increase in the seed-maturing ratio can be related to high pollen production.